Bonn. zool. Beitr.
31 (1980), Heft 3–4

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster (Westf.)

Morphologische Untersuchungen an der Mundhöhle von Urodelen VII. Die Munddachbezahnung von *Amphiuma* (Amphiumidae: Amphibia)

von

GÜNTER CLEMEN und HARTMUT GREVEN, Münster

Einleitung

Während unserer Studien am Munddach von larvalen und adulten Vertretern verschiedener Urodelenfamilien (Literatur bei Greven & Clemen 1979) wurde deutlich, daß sich der „Neoteniegrad" (zum Neoteniebegriff vgl. Pierce & Smith 1979) nicht- oder partiell zur Metamorphose befähigter Urodelen nicht nur im Vorhandensein oder Fehlen bestimmter Munddachknochen, sondern auch in der Form des Zahnapex (vgl. auch Gabrion & Chibon 1973) sowie wahrscheinlich der Ausprägung der für nahezu alle Amphibien so charakteristischen Ringnaht (Parsons & Williams 1962), die jeden Zahn in Sockel und Dentinkegel (Krone) teilt, widerspiegelt.

So kann der zweigeteilte, monocuspide Zahn des neotenen Adultus von *Necturus maculosus* als „spätlarval" angesehen werden (Greven & Clemen 1979), während der zweigeteilte, bicuspide Adultzahn der partiell metamorphosierten Cryptobranchiden *Andrias japonicus* und *A. davidianus* weitgehend dem Zahn vollständig metamorphosierter Urodelen gleicht (Greven & Clemen 1980).

Dank des freundlichen Entgegenkommens von Herrn Dr. W. Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, hatten wir die Möglichkeit ein adultes Exemplar des Aalmolches *Amphiuma tridactylum* sowie zwei Embryonen von *A. means* aus nichtkatalogisierten Museumsbeständen zu untersuchen, um unsere Angaben über die Munddachbezahnung neotener Urodelen zu erweitern.

Material und Methoden

Zur Untersuchung standen zur Verfügung: Ein Adultus von *Amphiuma tridactylum*, Gesamtlänge 58 cm, und zwei ca. 33 mm lange von der Eihülle

umgebene Embryonen von *A. means.* Der Adultus war etwa Anfang dieses Jahrhunderts, die Embryonen im Juli 1902 konserviert worden. Bei den Embryonen war der Oropharynx mit den Choanen bereits ausgebildet, der Darm jedoch noch nicht durchgängig; die Zähne des Munddaches hatten die Mundschleimhaut noch nicht durchstoßen.

Der Adultus eignete sich wegen der schlechten Konservierung nicht für histologische Untersuchungen. Daher wurden Knochenstücke mit Zähnen und einzelne Zähne dem Munddach entnommen, durch längeren Aufenthalt in Leitungswasser vom anhängenden Gewebe befreit, entwässert, luftgetrocknet und in einem Leitz Metalloplan mit Gold beschichtet. Die Untersuchung erfolgte im Rasterelektronenmikroskop AM 1000 der Fa. Leitz (Leihgabe der Deutschen Forschungsgemeinschaft Al 11/13).

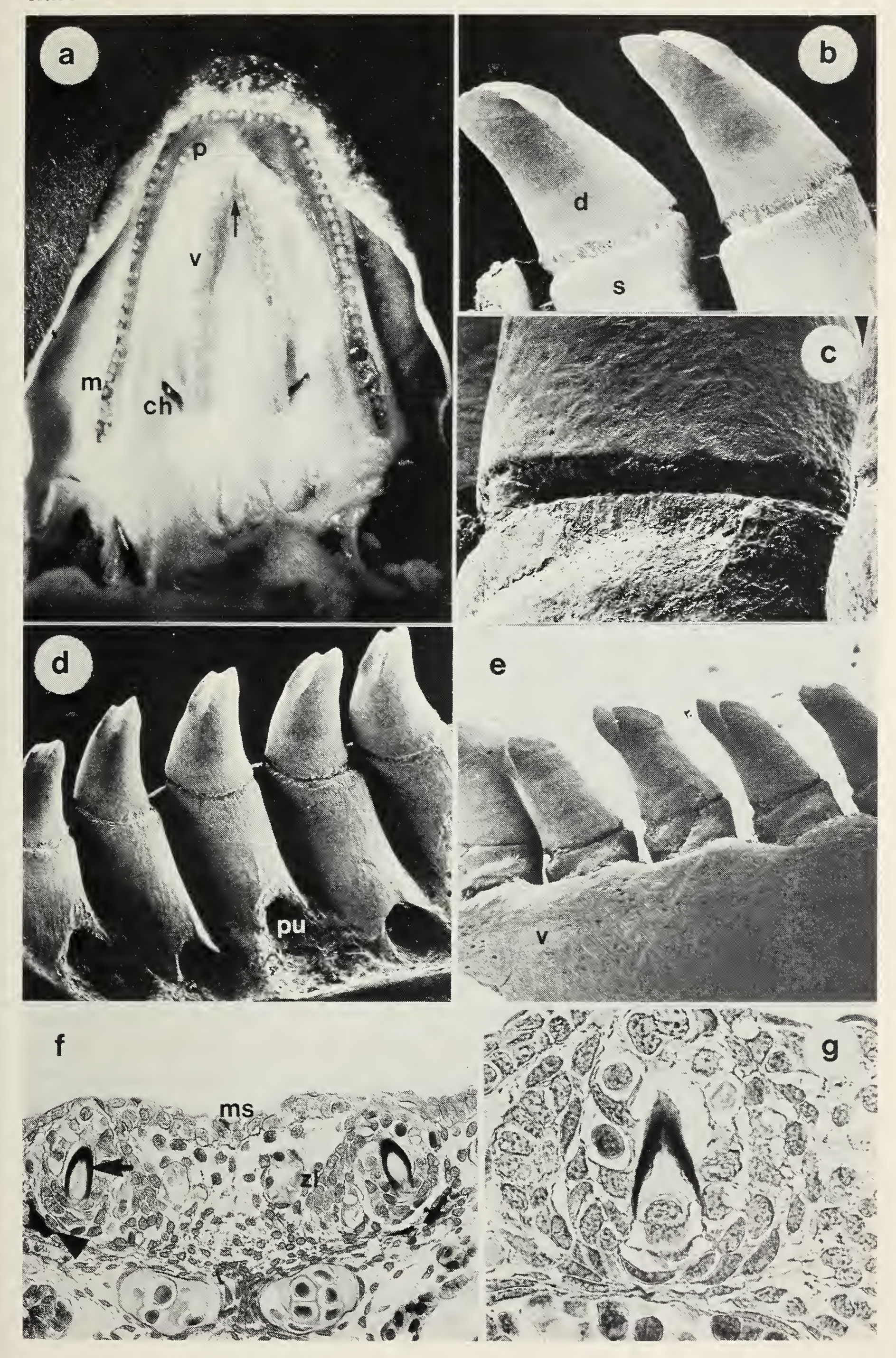
Die Köpfe der Embryonen wurden in Paraplast eingebettet, transversal in Serie 7 µm dick geschnitten und mit Azan nach Heidenhain gefärbt.

Beobachtungen

Im folgenden beschränken wir uns nur auf wenige zum Verständnis wichtige Angaben zur Morphologie des Munddaches beim Adultus und beschreiben die Zähne. Die Schnittserien der Embryonen lassen auch einige Aussagen über die Zahnleisten zu. Genauere Angaben zur Organisation des Munddaches bei *Amphiuma* sind bei Stadtmüller (1936; dort auch ältere Literatur) nachzulesen. Anmerkungen zur Morphologie des Adultzahnes finden sich bei Röse (1895), Hilton (1951) und Parsons & Williams (1962).

Adultus: Die Aufsicht auf das Munddach läßt erkennen, daß die Zähne des Oberkiefers (Maxillaria und Praemaxillaria) sich einzeilig in ununterbrochener Reihe bis hinter die weit caudalwärts verlagerten, schlitzförmigen Choanen estrecken. Nahezu parallel, jedoch mediocaudal versetzt, verlaufen die Zahnzeilen der beiden Vomeres (diese Anordnung gilt als larvales Merkmal); die Zahnzeilen reichen jeweils bis an den Innenrand der Choanen, überschreiten diese aber nicht. Zwischen den beiden Vomeres befindet sich eine zahnfreie Lücke (Abb. 1 a).

Abb. 1 a–g: Die Munddachbezahnung von *Amphiuma tridactylum* (a–e; adult) und *A. means* (f, g; embryonal). — a: Aufsicht auf das Munddach. Lücke zwischen den beiden Vomeres (→). 6x. — b: Vomerzähne. Man beachte die lingual (links) breitere Ringnaht. 63x. — c: Ringnaht, labial. 197x. — d: Zahnzeile des Vomer, linguale Ansicht. 33x. — e: Labiale Ansicht der Vomerzahnzeile. Man beachte die verkürzten Sockel. 36x. — f: Kopf, transversal mit Vomeranlagen (►) und Zahnkeimen (→). 130x. — g: Zahnkeim. 320x. — ch Choane, d Dentinkegel, m Maxillare, ms Mundschleimhaut, p Praemaxillare, pu Pulpaöffnung, s Zahnsockel, v Vomer, zl Zahnleiste


a
p
v
m
ch
b
d
s
c
d
pu
e
v
f
ms
zl
g

Ob es sich bei dem Vomer von *Amphiuma* um einen Definitivvomer oder um ein Vomeropalatinum handelt, scheint unklar zu sein (vgl. u. a. Stadtmüller 1936), zumal genauere Untersuchungen fehlen. Wir halten ihn jedoch für einen Definitivvomer, da die Bezahnung eines Palatinum bzw. des palatinalen Anteils eines Vomeropalatinums unserer Meinung nach die Choanenöffnung caudad überschreiten müßte (s. u. a. Clemen & Greven 1977) und die etablierten Vomerzähne, die Reihe der lingual liegenden Zahnkeime (Lupenbeobachtung) und damit wahrscheinlich auch die Zahnleiste keinerlei Unterbrechung aufweisen.

Die Zähne des Oberkiefers und der Vomeres sind bis auf geringfügige Größenunterschiede — die zur Schnauzenspitze liegenden Zähne sind jeweils größer (Abb. 1 a) — einheitlich gestaltet und stehen relativ dicht nebeneinander (Abb. 1 d, e). Sie sind pleural am labialen Innenrand der zahntragenden Knochen (Praemaxillare, Maxillare, Vomer) verankert, und ihr Dentinkegel ist leicht lingualwärts und nach hinten gekrümmt (Abb. 1 b, d, e).

Der Apex ist deutlich bicuspid; beide Spitzen bilden ziemlich breitflächige Schneiden, deren labiale kürzer als die linguale ist (Abb. 1 b, d, e). Eine Grenzlinie zwischen Schmelzhut und Dentinkegel ist nicht zu identifizieren. Der Dentinkegel ist relativ kurz, verbreitert sich geringfügig nach unten und nimmt erst unmittelbar an der Ringnaht, vor allem lingual, eine rauhere, oft längsgeriefte Oberfläche an (Abb. 1 b, d). Die Ringnaht umgreift den gesamten Zahn; sie ist lingual breit und flach, labial jedoch schmaler und tief eingeschnitten (Abb. 1 b, c).

Der Sockel ist wegen der pleuralen Verankerung labial verkürzt, approximal (lateral) und besonders lingual mindestens $1^1/_2$ mal so lang wie der Dentinkegel. Basal liegt die Pulpaöffnung (Abb. 1 d, e).

Embryo: Bei den Embryonen waren die Munddachknochen erst angelegt — Maxillaria und Palatina fehlten völlig —, so daß kein einziger Zahnkeim etabliert war und wir auf eine rasterelektronenmikroskopische Bearbeitung verzichteten.

Alle Zahnkeime sind einspitzig. Die Anlage einer Ringnaht, wie sie schon bei sehr jungen Zahnkeimen allerdings sehr viel älterer Urodelenlarven sichtbar wird, ist (noch) nicht zweifelsfrei zu identifizieren (Abb. 1 f, g).

Die Oberkieferzahnleiste folgt ohne mediane Lücke dem Bogen der Praemaxillaria. Sie ist zweischichtig und lingualwärts ins Bindegewebe eingesenkt (vgl. dazu Abb. 1 f). Ihre freie Kante ragt, wie schon mehrfach für andere Urodelen beschrieben, in Richtung der Zahnkeime. Die Zahnleiste produziert auch caudal des Praemaxillarendes, wo später der vordere Teil des Maxillare entsteht, Zahnkeime. Sie ist noch über den Choanenhinterrand als Verdickung des Mundepithels, die kontinuierlich flacher wird, zu erkennen. Die Vomerzahnleiste, die kurz vor dem Vomerhinterrand endet, bildet ebenfalls bereits Zahnkeime (Abb. 1 f, g).

Diskussion

Trotz des geringen und z. T. nur mäßig erhaltenen Untersuchungsmaterials lassen sich aus den geschilderten Beobachtungen einige Schlüsse ziehen.

Bicuspide Zähne treten bei Urodelen meist erst während oder nach der Metamorphose auf — die wenigen Ausnahmen, die auch noch als metamorphosierte Adulti monocuspide Zähne haben, wie z. B. manche Plethodontiden, bleiben hier unberücksichtigt —, die Ringnaht jedoch schon beträchtlich früher. Eine larvale bzw. frühlarvale Ringnaht ist hier jedoch bei weitem nicht so distinkt wie bei *Amphiuma* und manchmal nur auf eine linguale Öffnung im Zahn beschränkt (vgl. u. a. Clemen & Greven 1977, 1979). Die Bildung bicuspider Zähne scheint bei *Triturus helveticus* permanent (?) vom Metamorphosehormon abzuhängen (Gabrion & Chibon 1973). Wenn diese Annahme generell für Urodelen gilt, müßten die Zahnkeime neotener oder partiell neotener Urodelen mit bicuspiden Zähnen sensitiv für Thyroxin sein; darüberhinaus müßte eine, wenn auch geringe Schilddrüsenaktivität vorliegen. Das letztere scheint für *Amphiuma* zuzutreffen (Larsen 1968).

Betrachtet man den bicuspiden Zahn tatsächlich als Indiz dafür, daß die Metamorphose eingeleitet worden ist oder daß eine lokal beschränkte Metamorphose stattgefunden hat, muß auch *Ambystoma mexicanum* als „teilmetamorphosiert" gelten, da Adulti im Kiefer bicuspide Zähne tragen (Kerr 1960, Clemen & Greven 1977).

Der bicuspide, zweigeteilte Zahn von *Amphiuma* scheint somit ein „metamorphosierter" Zahn zu sein. Diese Interpretation wird auch durch die aufgrund anderer Merkmale (s. u. a. Noble 1931) vertretene Auffassung einer partiellen Metamorphose der Amphiumidae gestützt. Vergleichbare Verhältnisse liegen auch bei den Cryptobranchidae vor (Greven & Clemen 1980).

Auch wenn in unseren Embryonen noch kein Zahn auf den Knochen verankert und somit funktionstüchtig war, gehen wir davon aus, daß die erste(n) Zahngeneration(en) monocuspid sind. Leider läßt sich nichts über die Ringnaht des jungen *Amphiuma*-Zahnes aussagen. Die Zahnkeime bzw. die untersuchten Embryonen waren zu jung, als daß die Anlage einer Ringnaht, wenn überhaupt vorhanden, zu erkennen wäre. Wahrscheinlich besitzen jedoch auch frühe *Amphiuma*-Larven keine Ringnaht in ihren Zähnen, wie dies auch bei allen anderen von uns untersuchten Urodelen der Fall ist. Damit wären auch bei den partiell zur Metamorphose befähigten Amphiumidae monocuspide, ungeteilten Zähne die Vorläufer der bicuspiden, zweigeteilten.

Zusammenfassung

Die Bezahnung eines adulten *Amphiuma tridactylum* und zweier Embryonen von *A. means* wurde anhand von Museumsmaterial untersucht. Der Adultus besitzt

bicuspide, zweigeteilte Zähne, die pleural am labialen Innenrand der zahntragenden Knochen (Praemaxillaria, Maxillaria, Vomeres) verankert sind. Sie stehen in einer Zeile und gleichen den Zähnen vollständig metamorphosierter Urodelen. Die noch nicht etablierten Zahnkeime der Embryonen sind monocuspid.

Summary

The dentition of one adult *Amphiuma tridactylum* and two embryos of *A. means* (still surrounded by the egg jelly) was investigated. The adult possesses bicuspide, pedicellate teeth, ankylosed pleurally to the premaxillaries, maxillaries and vomers. The teeth are arranged in one line on the outer margins of the tooth-bearing bones and are very similar to those of fully metamorphosed urodeles. The tooth buds of the embryos — teeth ankylosed to the bones were still missing in the stage investigated — are monocuspid.

Literatur

Clemen, G., & H. Greven (1977): Morphologische Untersuchungen an der Mundhöhle von Urodelen. III. Die Munddachbezahnung von *Ambystoma mexicanum* (Cope) (Ambystomatidae: Amphibia). — Zool. Jb. Anat. 98: 95–136.

— & — (1979): Morphologische Untersuchungen an der Mundhöhle von Urodelen. V. Die Munddachbezahnung von *Triturus vulgaris* (L.) (Salamandridae: Amphibia). — Zool. Jb. Anat. 102: 170–186.

Gabrion, J., & P. Chibon (1973): Morphologie dentaire et disposition des dents chez des tritons néoténiques (*Triturus helveticus* Raz.). — C. r. Seanc. Soc. Biol. 167: 50–54.

Greven, H., & G. Clemen (1979): Morphological studies on the mouth cavity of urodeles. IV. The teeth of the upper jaw and the palate in *Necturus maculosus* (Rafinesque) (Proteidae: Amphibia). — Arch. histol. jap. 42: 445–457.

— & — (1980): Morphological studies on the mouth cavity of urodeles. VI. The teeth of the upper jaw and the palate in *Andrias davidianus* (Blanchard) and *A. japonicus* (Temminck). — Amphibia–Reptilia 1: 49–59.

Hilton, W. A. (1951): Teeth of salamanders. — Herpetologica 7: 133–136.

Kerr, T. (1960): Development and structure of some actinopterygian and urodele teeth. — Proc. zool. Soc. London 133: 401–422.

Larsen, J. H. (1968): Ultrastructure of thyroid follicle cells of three salamanders (*Ambystoma, Amphiuma,* and *Necturus)* exhibiting varying degrees of neoteny. — J. Ultrastruct. Res. 24: 190–209.

Noble, G. K. (1931): The biology of Amphibia. — McGraw-Hill, New York.

Parsons, T. S., & E. E. Williams (1962): The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. — J. Morph. 110: 375–389.

Pierce, B. A., & H. M. Smith (1979): Neoteny or paedogenesis? — J. Herpet. 13: 119–121.

Röse, C. (1895): Beiträge zur Zahnentwicklung der Schwanzlurche. — Morph. Jb. 4: 178–192.

Stadtmüller, F. (1936): Kranium und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. — In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 4. Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien.

Anschrift der Verfasser: Dr. G. Clemen und Dr. H. Greven, Zoologisches Institut der Universität, Hüfferstr. 1, 4400 Münster (Westf.), Western Germany.